

# **Contribution à la connaissance des relations immunologiques entre "Moniliformis moniliformis" Bremser, 1811 (Acanthocephala) et "Rattus norvegicus" Berkenhout, 1769, var. albinos**

Autor(en): **Miremad-Gassmann, M.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Acta Tropica**

Band (Jahr): **38 (1981)**

Heft 2

PDF erstellt am: **13.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-312814>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

**Contribution à la connaissance des relations immunologiques entre *Moniliformis moniliformis* Bremser, 1811 (Acanthocephala) et *Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769, var. *albinos*<sup>1</sup>**

M. MIREMAD-GASSMANN

**Summary**

*Title:* Contribution to the knowledge of immunological relations between *Moniliformis moniliformis* Bremser, 1811 (Acanthocephala) and *Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769, var. *albinos*

Cultured *M. moniliformis* (Acanthocephala) secrete and excrete antigenic substances. Immunoelectrophoretic analysis of these antigens revealed 14 lines of precipitation, 3 of which represent metabolic antigens. From the remaining 11 somatic antigens, 4 appear to be associated with the lemnisci. As shown by indirect immunofluorescence, specific antibodies predominantly bind to the lemnisci and to the worm's tegument. We therefore propose that metabolic antigens are either formed or stored in these tissues. Specific circulating antibodies have been demonstrated in rats infected with *M. moniliformis* using indirect immunofluorescence. Reinfection resulted in increased and prolonged antibody production (secondary response). Further immunofluorescence studies indicate that *M. moniliformis* is able to modify its antigenic set up, particularly between the 3rd and 5th weeks of infection. The immune reaction of the host against this parasite presumably leads to expulsion of worms starting 4 weeks after infection in females and 8 weeks after infection in males. Primary infection of rats with 30 worms elicits immunity. In fact, in preinfected rats only 26.6% of the transferred parasites could settle as compared to 66% following primary infection.

*Key words:* Acanthocéphale; *Moniliformis moniliformis*; antigènes métaboliques; sites antigéniques; lemnisques; anticorps circulants.

<sup>1</sup> Ce travail constitue un extrait de la deuxième partie d'une thèse réalisée à l'institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel sous la direction du Prof. Aeschlimann et du Dr Brossard que nous remercions ici.

## Introduction

Dans leurs travaux sur la biologie de l'Acanthocéphale *Moniliformis moniliformis* Bremser, 1811, Burlingame et Chandler (1941) et Holmes (1962) signalèrent le rejet de vers au cours de la parasitose, le phénomène laisse supposer que les rats infestés acquièrent une résistance. Andreassen (1974 a et b) fit la même observation et démontra la formation d'anticorps homocytotropes spécifiques chez des animaux infestés. A ce jour, aucun travail ne traite de l'antigénicité des Acanthocéphales. Aussi, par la technique d'immunoélectrophorèse, nous comparerons les antigènes sécrétés et excrétés par *M. moniliformis* avec les antigènes somatiques du ver. Par la technique d'immunofluorescence indirecte nous localiserons histologiquement les sites antigéniques du parasite. Le tégument qui, selon Byram et Fisher (1974) remplit des fonctions physiologiques, et les lemnisques apparentés histologiquement (Moore, 1946; Crompton, 1963; Wright, 1970), retiendront particulièrement notre attention. Nous examinerons aussi le proboscis, organe de fixation, et les organes reproducteurs qui communiquent avec l'extérieur par les pores génitaux.

Au cours de leur vie intestinale longue de plusieurs semaines les vers augmentent de taille et acquièrent leur maturité sexuelle (Miremad-Gassmann, en préparation). Ces modifications morphologiques et physiologiques pourraient entraîner des changements antigéniques. Cette hypothèse sera vérifiée par la technique d'immunofluorescence indirecte.

Les réactions immunologiques de l'hôte influenceraient la biologie du parasite. Par exemple, le rejet de vers intestinaux serait provoqué par l'interaction d'anticorps spécifiques et de lymphocytes sensibilisés (Dobson, 1972; Soulsby, 1972; Ogilvie et Jones, 1973; Ogilvie et Parrott, 1976; Wakelin, 1978). Nous étudierons alors l'évolution du titre des anticorps (IgG) formés et suivrons parallèlement le rejet des parasites.

En résumé, dans le présent travail, nous étudierons les antigènes métaboliques de *M. moniliformis*, nous démontrerons la production d'anticorps circulants spécifiques (IgG) chez des rats infestés et confronterons ces observations immunologiques avec la survie du parasite chez son hôte.

## Matériel et méthodes

### *Mode et conditions d'infestation des rats*

La souche de *M. moniliformis* provient du laboratoire du Professeur Crompton de l'Université de Cambridge, Angleterre. Nous infestons par voie orale des rats ♂, SIV 50, âgés de 3 mois et pesant 200–250 g, avec 30 larves du parasite. Les cystacanthes sont récoltées après dissection de blattes infestées préalablement. Lors d'une infestation secondaire, 6 ou 8 semaines après une première infestation, nous réinfestons les rats avec le même nombre de larves.

### *Immunoélectrophorèse*

Nous utilisons la microméthode de Grabar et Williams (1953) adaptée par Week (1973) à l'appareillage LKB 2117 Multiphor. L'électrophorèse des antigènes est pratiquée sous une tension

Tableau 1. Localisation des sites antigéniques de *M. moniliformis* révélés par un pool d'immunsérums de rats parasités (technique d'immunofluorescence indirecte). Intensité de la fluorescence: + à +++ = faible à intense

Tissus et organes examinés	Résultats
1. Tégument et couche sous-tégumentaire	
Cuticule .....	+++
Couche striée .....	+ (diffuse)
Couche feutrée .....	++ (surtout à la base)
Couche radiale .....	++ (diffuse)
Musculature circulaire .....	+
Musculature longitudinale .....	+
2. Lemnismes .....	
3. Proboscis .....	+ (au niveau de la cuticule)
4. Réceptacle du proboscis .....	+ (diffuse)
5. Appareils reproducteurs	
♂ glandes cémentaires et testicules .....	+ (dans la membrane)
♀ tube utérin et sphincters vaginaux .....	+ (diffuse)

de 4 V/cm pendant une durée de 75 min. On utilise un pool d'immunsérums concentré 3 fois, prélevés chez des rats infestés depuis 8 semaines par *M. moniliformis*. La diffusion dans la gélose est réalisée pendant 24 h à la température du laboratoire et 48 h à 4° C. Les précipités sont colorés au bleu de Coomassie.

*Préparation des antigènes métaboliques.* Des vers adultes sont maintenus in vitro pendant 3 jours (Nicholas et Grigg, 1965). L'antigène métabolique préparé selon le mode opératoire de Murrell et al. (1974) est utilisé à la concentration de 12 mg/ml de lyophilisat total.

*Préparation de l'antigène somatique.* Pour la préparation de l'antigène somatique, nous utilisons des vers entiers ou des vers privés de lemnismes par chirurgie. Les vers, lavés 4 à 5 fois dans du liquide physiologique (0,85% NaCl à pH 7,2), sont entreposés et homogénéisés dans du NaCl 0,1% à pH 7,2. Nous centrifugeons l'homogénat à 15 000 g pendant une heure (4° C). Le surnageant est centrifugé à nouveau dans les mêmes conditions. Il est ensuite dialysé contre de l'eau distillée à 4° C pendant une nuit puis lyophilisé. Cet antigène est employé à la concentration de 12 mg/ml de lyophilisat total.

*Immunofluorescence indirecte*

La méthode d'immunofluorescence indirecte employée est celle décrite par Ambroise-Thomas (1969) pour d'autres helminthes parasites. L'antigène est constitué de coupes histologiques de l'extrémité antérieure de *M. moniliformis* passant au niveau des lemnismes. Le choix de cette région a été déterminée expérimentalement (voir résultats Tableau 1). Les vers sont prélevés après 1, 2, 3, 4, 5 et 8 semaines d'infestation selon les cas. Ils sont inclus dans un milieu synthétique (OCT Miles) et congelés dans de l'isopentane refroidi par de l'azote liquide (-196° C). Les coupes transversales de 6 µ d'épaisseur sont réalisées au cryotome (-20° C). Le seuil de spécificité de la réaction est fixé expérimentalement à 1:20. Le conjugué fluorescent anti-IgG de rats, préparé chez des lapins (Miles-Yeda), est dilué dans du bleu d'Evans 0,01%.

Pour l'étude de la localisation tissulaire des sites antigéniques de *M. moniliformis*, nous nous

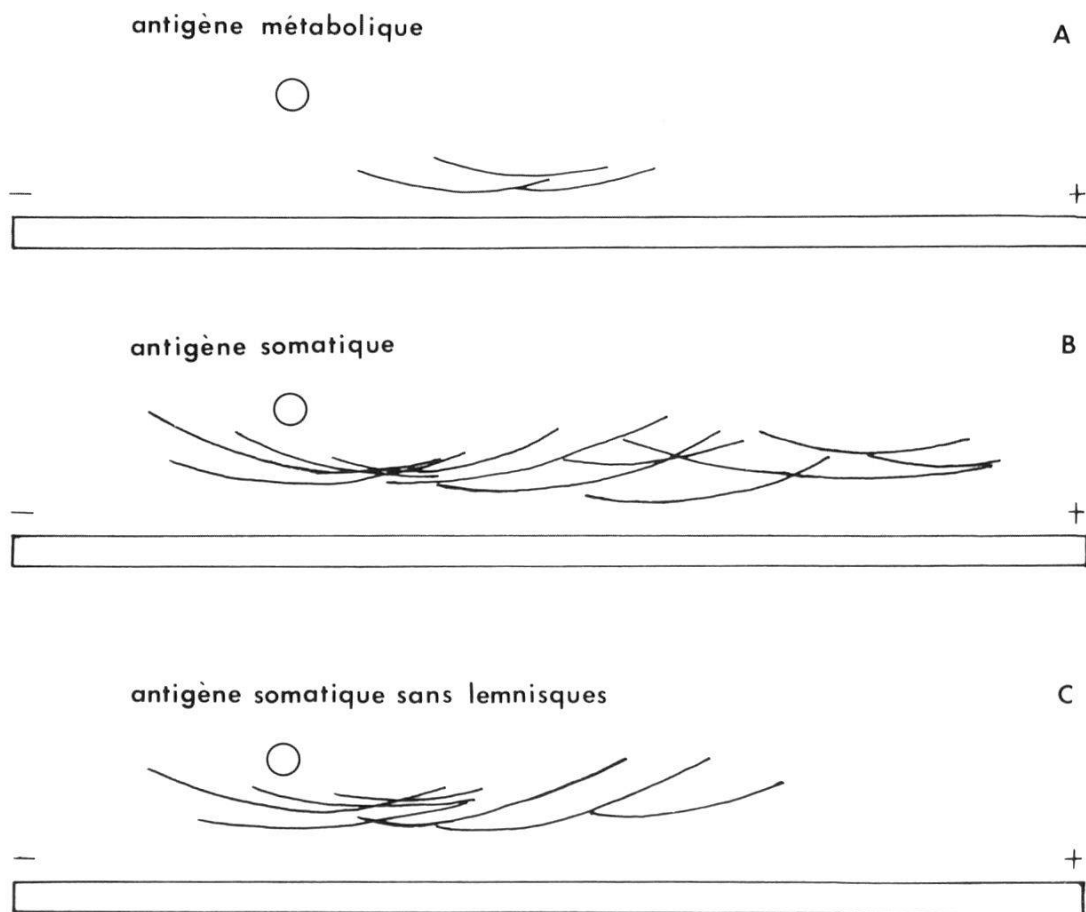


Fig. 1. Immunoélectrophorèse des antigènes de *M. moniliformis*: A. Antigène métabolique. B. Antigène somatique. C. Antigène somatique sans lemnisques.

référons d'une part aux descriptions classiques de l'histologie des Acanthocéphales (Crompton, 1963; Crompton et Lee, 1965; Nicholas et Mercer, 1967) et, d'autre part, aux travaux sur l'ultrastructure de *M. moniliformis* (Wright et Lumsden, 1968; Byram et Fisher, 1973 et 1974; Lumsden, 1975).

## Résultats

### *Les antigènes*

a) L'analyse immunoélectrophorétique de l'antigène métabolique récolté après maintien de *M. moniliformis* in vitro pendant 3 jours ne révèle que 3 précipitogènes (Fig. 1 A). Au contraire, l'examen de l'extrait antigénique préparé avec des vers entiers met en évidence 11 arcs de précipitation (Fig. 1 B). L'extrait antigénique préparé avec des vers dépourvus de lemnisques révèle encore 7 précipitogènes (Fig. 1 C). Ainsi, 4 antigènes migrant vers l'anode appartiendraient aux lemnisques.

b) Localisation des sites antigéniques de *M. moniliformis* par la technique d'immunofluorescence indirecte. Les lemnisques et la cuticule montrent la fluorescence la plus intense. Ces tissus sont sans doute aussi les plus antigéniques (Tab. 1, Fig. 2 A et B). Nous observons également une fluorescence spécifique

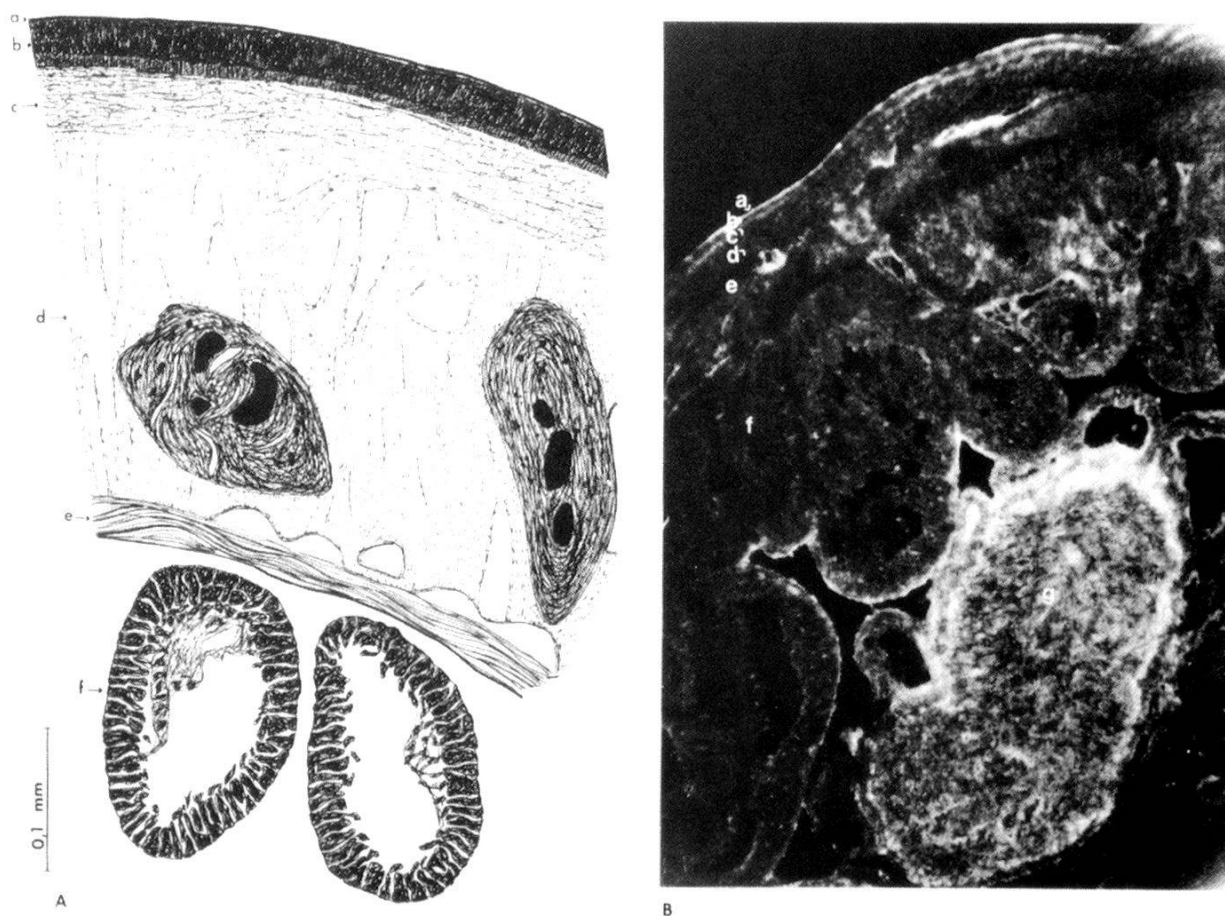


Fig. 2. A. Coupe transversale du tégument de *M. moniliformis* (dessin original). B. Localisation des sites antigéniques de *M. moniliformis* (Immunofluorescence indirecte, grossissement 625 ×): a = cuticule, b = couche striée, c = couche feutrée, d = couche radiale, e = muscles circulaires, f = muscles longitudinaux, g = lemnisques.

très marquée à la base de la couche feutrée. La fluorescence est prononcée mais diffuse dans toute la couche radiale. Par contre, la couche striée, mince couche située entre la cuticule et la couche feutrée, est faiblement fluorescente. Dans la couche musculaire sous-tégumentaire la fluorescence est irrégulièrement répartie. Le réceptacle du proboscis, le proboscis et les organes reproducteurs de *M. moniliformis* sont peu antigéniques. Avec un pool de sérums de rats non infestés (réaction témoin), tous les tissus sus-mentionnés restent sombres.

Nous nous référons à ces résultats pour le choix de l'antigène dans l'étude de l'évolution des anticorps et de la variation des antigènes. Ainsi, la présence ou l'absence de fluorescence au niveau du tégument et des lemnisques permettra de dire si la réaction est positive ou négative.

#### *Recherche des anticorps IgG circulants anti-M. moniliformis*

Par la technique d'immunofluorescence indirecte, nous avons suivi l'évolution du titre des anticorps IgG au cours de l'infestation de 25 rats. Ces résultats

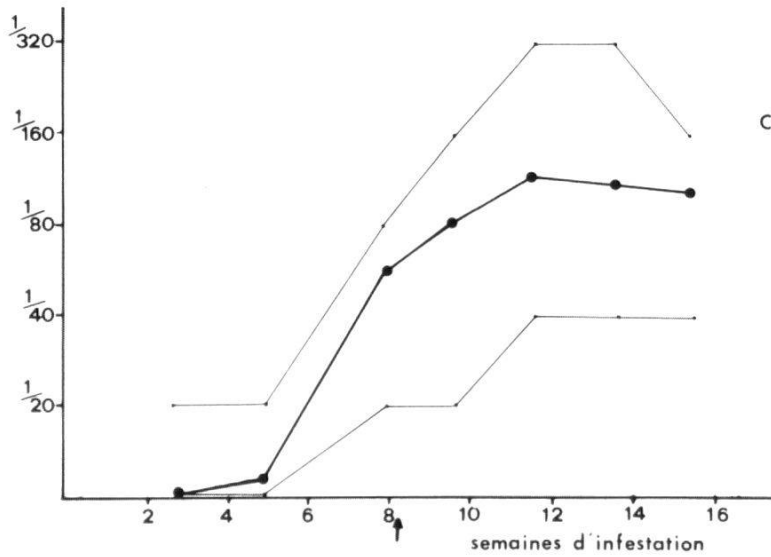
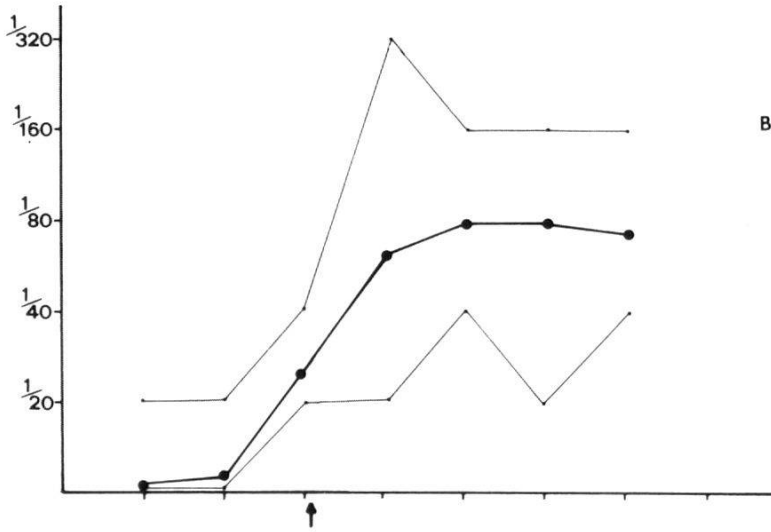
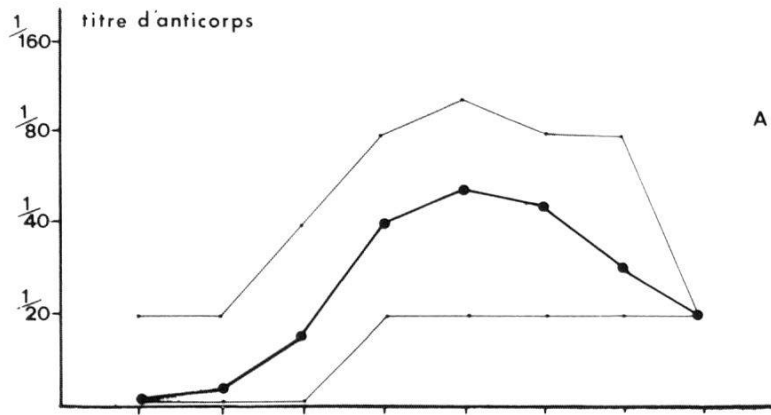


Fig. 3. Evolution du titre moyen des anticorps circulants révélés par la technique d'immunofluorescence indirecte: A. Infestation unique. B. Réinfestation après 6 semaines. C. Réinfestation après 8 semaines. ●—● = titre moyen, ■—■ = valeurs extrêmes, ↑ = réinfestation.



sont comparés à ceux obtenus chez 6 et 7 animaux réinfestés dans les mêmes conditions et avec le même nombre de parasites 6 et 8 semaines plus tard respectivement.

*Infestation unique (Fig. 3 A).* Généralement, des anticorps ne sont décelés qu'à la 4<sup>e</sup> semaine de l'infestation (antigène préparé avec des vers âgés de 8 semaines). Ensuite, on observe une élévation rapide du titre moyen des anticorps jusqu'à la 10<sup>e</sup> semaine. Cette augmentation est particulièrement prononcée entre les 6<sup>e</sup> et 10<sup>e</sup> semaines (Fig. 3 A). Par la suite, la courbe moyenne du titre des anticorps baisse progressivement jusqu'à la 16<sup>e</sup> semaine d'infestation.

*Réinfestation (Fig. 3 B et C).* Le titre moyen des anticorps s'élève davantage que lors d'une infestation unique. Ainsi, après 4 semaines de réinfestation, il atteint déjà les valeurs de 80 dans l'un des cas et de 113 dans l'autre. Lors des réinfestations, les titres moyens d'anticorps forment un palier qui persiste jusqu'à la fin de l'infestation. Aucun palier n'avait été observé lors de l'infestation unique.

#### *Rejet de M. moniliformis*

Lors d'une infestation unique, le nombre de vers retrouvés après 2 semaines est de 20 par rat, soit le 66,6% du nombre initial de larves infestantes (sexes ratio 1/1, Fig. 4). Le moment du rejet varie selon le sexe du parasite. Les vers ♂ sont rejetés surtout entre les 8<sup>e</sup> et 10<sup>e</sup> semaines et de la 12<sup>e</sup> à la 16<sup>e</sup> semaine d'infestation. Le rejet des ♀ débute à la 4<sup>e</sup> semaine et se poursuit régulièrement jusqu'à la 12<sup>e</sup> semaine d'infestation. Ces données ont été observées sur des lots de 10 rats. Après 2 semaines de réinfestation le nombre moyen de vers retrouvés est seulement 8, soit 26,6% des larves infestantes.

#### *Variation des antigènes de M. moniliformis*

Pour l'étude de la variation des antigènes de *M. moniliformis*, des sérums prélevés chaque semaine d'une infestation unique, sont testés par immunofluorescence indirecte. Les examens sont répétés sur des antigènes différents, préparés avec des vers extraits de rats infestés depuis 1, 2, 3, 4, 5 et 8 semaines. L'observation est faite comme précédemment au niveau des lemnisques et du tégument. La comparaison des courbes d'évolution des titres moyens d'anticorps permet de faire les constatations suivantes (Fig. 5):

- Pendant les 3 premières semaines de l'infestation des rats par *M. moniliformis* et avec tous les antigènes considérés, des anticorps spécifiques sont très rarement décelés. De la 3<sup>e</sup> à la 8<sup>e</sup> semaine, les courbes d'évolution des titres moyens d'anticorps circulants présentent souvent des différences. Ainsi, il est possible de déceler des anticorps plus tôt avec l'antigène «jeune» (vers de 1, 2, 3 semaines) qu'avec l'antigène de 4, 5 et surtout 8 semaines. Cette différence



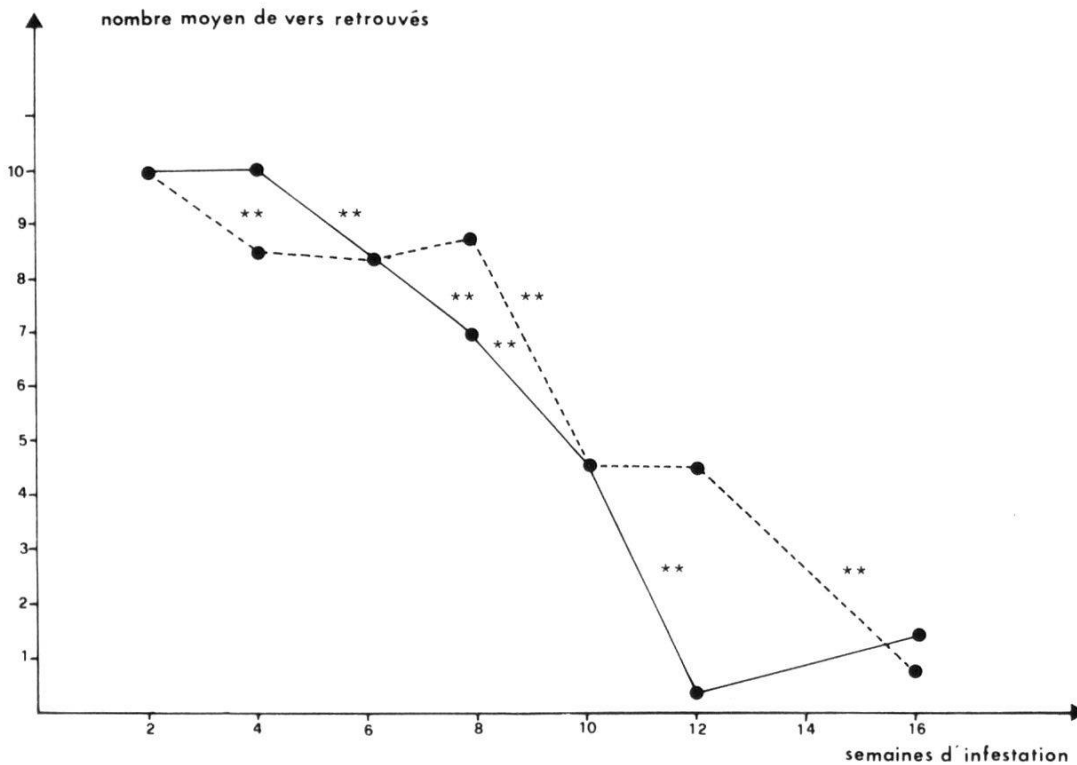


Fig. 4. Rejet des vers ♂ ● — ● et ♀ ● — ● au cours d'une infestation unique. Les rats ont été infestés avec 30 larves. Les différences observées entre les nombres de vers rejetés d'une période d'observation à l'autre sont significatives à 99% (test t)\*\*.

d'évolution des titres moyens d'anticorps est très perceptible en utilisant les antigènes «première semaine» ou «8<sup>e</sup> semaine».

- Avec les antigènes «jeunes», des titres moyens appréciables d'anticorps sont déjà décelés à la 4<sup>e</sup> semaine d'infestation. Au contraire, avec des antigènes de 4, 5 et 8 semaines, les anticorps circulants sont détectés régulièrement à partir de la 5<sup>e</sup> semaine.
- Avec tous les antigènes utilisés, les titres moyens d'anticorps forment une courbe en plateau, ceci à partir de la 6<sup>e</sup> semaine d'infestation avec les antigènes âgés de 1, 2, 3 et 4 semaines et, à partir de la 8<sup>e</sup> semaine avec les antigènes âgés de 5 et 8 semaines. Après la 12<sup>e</sup> semaine, on observe une légère diminution des titres moyens d'anticorps.

## Discussion et conclusion

Par la technique d'immunoélectrophorèse, nous avons démontré que des produits sécrétés et/ou excrétés par *M. moniliformis* dans un milieu de culture étaient antigéniques. On a ainsi dénombré 3 antigènes métaboliques. Nous avons aussi décelé 11 précipitinogènes dans les extraits de vers entiers dont 4 appartiendraient exclusivement aux lemnisques. Par la technique d'immunofluorescence indirecte, nous avons localisé d'importants sites antigéniques au niveau du tégument et des lemnisques du parasite. Les connaissances actuelles

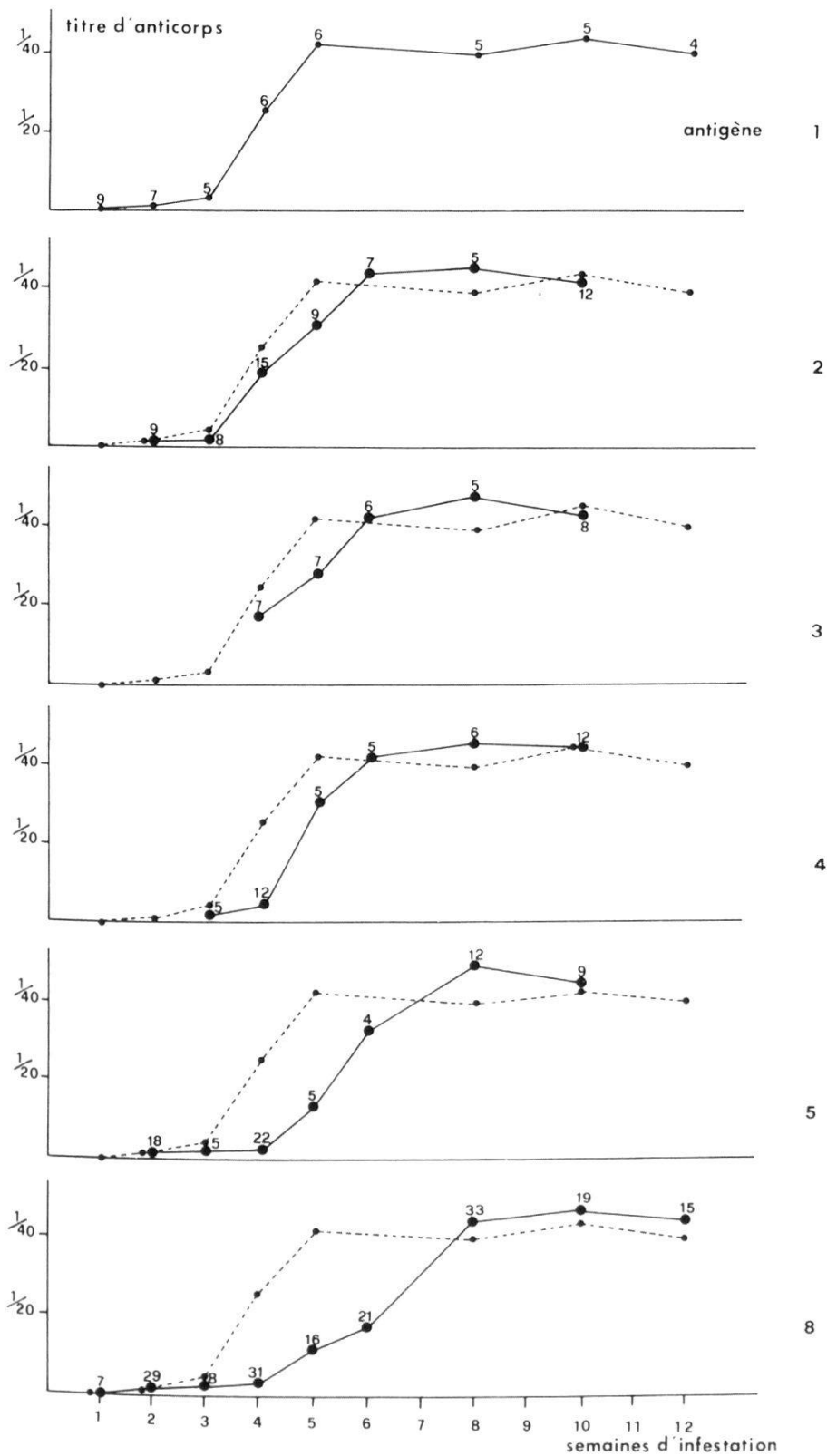


Fig. 5. Evolution des titres moyens des anticorps circulants testés sur 5 antigènes différents (●—● = immunofluorescence indirecte). Antigènes 1, 2, 3, 4, 5 et 8: vers prélevés respectivement à la 1<sup>re</sup>, 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup>, 4<sup>e</sup>, 5<sup>e</sup> et 8<sup>e</sup> semaine d'infestation. Le nombre d'animaux testés pour chaque semaine est indiqué sur le diagramme. ●---● = Rappel de l'évolution du titre des anticorps décelés avec l'antigène 1.

de l'histologie, de l'ultrastructure et des fonctions de ces deux tissus (Crompton et Lee, 1965; Wright, 1970; Byram et Fisher, 1974; Lumsden, 1975) permettent de formuler une hypothèse raisonnable, soit que des métabolites antigéniques seraient formés, peut-être stockés, dans les lemnisques et le tégument avant d'être évacués. La fluorescence intense observée à la surface du corps de *M. moniliformis* serait due à l'antigénicité du glycocalyx tégumentaire. Par contre, le proboscis est peu antigénique bien qu'étant l'organe de fixation du parasite.

Chez l'hôte intermédiaire Invertébré, *Periplaneta americana*, l'Acanthocéphale passe par des stades larvaires bien définis et caractérisés morphologiquement (King et Robinson, 1967). Par contre, chez l'hôte définitif, le parasite se développe sans changements externes apparents. Cependant, son évolution à partir des stades larvaires jusqu'à la maturité sexuelle implique de nombreux changements de la biologie et de la physiologie du parasite (Miremad-Gassmann, en préparation). Par la technique d'immunofluorescence indirecte, des antigènes préparés avec des vers d'âge différent révèlent des courbes d'anticorps décalées. Ainsi, entre 3 et 5 semaines le parasite semble modifier ses antigènes. Le phénomène est peut-être lié à la forte croissance et à la maturité sexuelle des vers. La copulation a lieu à cette période. Cette observation, originale pour l'embranchement des Acanthocéphales, nous rappelle le phénomène d'adaptation antigénique décrit par Ogilvie (1974) pour *Nippostrongylus brasiliensis*.

Les rats parasités par *M. moniliformis* développent une réaction immunitaire. Ainsi, nous avons suivi l'évolution du titre des anticorps de classe IgG durant la parasitose. Au cours d'infestations uniques, les anticorps spécifiques sont décelés tardivement. Le titre moyen augmente alors rapidement de la 4<sup>e</sup> jusqu'à la 10<sup>e</sup> semaine d'infestation. La production d'anticorps est augmentée lors de réinfestation d'animaux. Ils sont alors décelables plus longtemps. Dans ce cas, on observe une réponse de type secondaire classique.

Les rats parasités acquièrent une résistance. Ainsi, après 2 semaines de réinfestation, seulement 26,6% des larves sont fixées. Par comparaison, à ce moment d'une infestation unique, 66,6% des parasites avaient réussi leur fixation. Nous avons aussi constaté un rejet des vers au cours de la parasitose. Les parasites ♀ sont expulsés régulièrement de la 4<sup>e</sup> à la 12<sup>e</sup> semaine d'infestation, les ♂ surtout à partir de la 8<sup>e</sup> semaine. Nous ne pouvons tirer aucune corrélation rigoureuse entre la valeur du titre des anticorps circulants et le nombre de vers rejetés. Ainsi, chez un animal, un rejet important ne correspond pas nécessairement à un titre d'anticorps élevé. Cependant, pour la majorité des rats examinés, le plus grand rejet a toujours lieu pendant la période d'élévation de la courbe des anticorps circulants (IgG) (Figs. 3 et 4).

Ambroise-Thomas P.: Etudes séro-immunologiques de dix parasitoses par les techniques d'immunofluorescence. Thèse, Inst. de Méd. et d'Hyg. tropicales, Faculté de Médecine de Lyon, p. 1-644 (1969).

- Andreassen J.: Immunity to the acanthocephalan *Moniliformis dubius* infections in rats. Proc. scand. Soc. Parasit. 13–15, 195 (1974a).
- Andreassen J.: Reaginic antibodies in response to *Moniliformis dubius* infections in rats. Proc. scand. Soc. Parasit. 13–15, 195 (1974b).
- Burlingame P., Chandler A. C.: Host-parasite relations of *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) in albino rats, and the environmental nature of resistance to single and surimposed infections with the parasite. Amer. J. Hyg. 33, 1–21 (1941).
- Byram J. E., Fisher F. M. jr.: The absorptive surface of *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). I. Fine structure. Tiss. Cell 5, 553–579 (1973).
- Byram J. E., Fisher F. M. jr.: The absorptive surface of *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). II. Functional aspect. Tiss. Cell 6, 21–42 (1974).
- Crompton D. W. T.: Morphological and histochemical observation on *Polymorphus minutus* (Goeze, 1782), with special reference to the body wall. Parasitology 53, 663–685 (1963).
- Crompton D. W. T., Lee D. L.: The fine structure of the body wall of *Polymorphus minutus* (Goeze, 1782) (Acanthocephala). Parasitology 55, 357–364 (1965).
- Dobson C.: Immune response to gastrointestinal helminths. In: Immunity to animals parasites, p. 191–222. Academic Press, New York 1972.
- Grabar P., Williams C. A.: Méthode permettant l'étude conjuguée des propriétés électrophorétiques et immunochimiques d'un mélange de protéines. Application au sérum sanguin. Biochem. biophys. Acta 10, 193–194 (1953).
- Holmes J. C.: Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). Effects on growth. J. Parasit. 48, 97–100 (1962).
- King D., Robinson E. S.: Aspects of the development of *Moniliformis dubius*. J. Parasit. 53, 142–149 (1967).
- Lumsden R.: Surface ultrastructure and cytochemistry of parasitic helminths. Exp. Parasit. 37, 267–339 (1975).
- Moore D. V.: Studies on the life history and development of *Moniliformis dubius* (Meyer, 1933). J. Parasit. 32, 257–271 (1946).
- Murrell K. D., Vannier W. E., Ahmed A.: *Schistosoma mansoni*: antigenic heterogeneity of excretions and secretions. Exp. Parasit. 36, 316–330 (1974).
- Nicholas W. L., Grigg H.: The in vitro culture of *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). Comp. Biochem. Physiol. 17, 825–840 (1965).
- Nicholas W. L., Mercer E. H.: The ultrastructure of the tegument of *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). Quart. J. micr. Sci. 106, 137–146 (1967).
- Ogilvie B. M.: Antigenic variation in the nematode *Nippostrongylus brasiliensis*. Parasites in the immunized host: mechanisms of survival. Ciba Foundation Symposium 25, 81–122 (1974).
- Ogilvie B. M., Jones V. E.: Immunity in the parasitic relationship between helminths and hosts. Progr. Allergy 17, 93–144 (1973).
- Ogilvie B. M., Parrott D.: Immunology of the gut. Ciba Foundation Symposium 46, 183–201 (1976).
- Soulsby E. J. L.: Cellular immunity. In: Immunity to animals parasites, p. 59–91. Academic Press, New York 1972.
- Wakelin D.: Immunity to intestinal parasites. Nature (Lond.) (Parasitology supplement) 273, 617–620 (1978).
- Week B.: A manual of quantitative immuno-electrophoresis. In: Methods and applications, ed. by N. H. Axelsen, J. Krøll, and B. Week (1973).
- Wright R.: Surface ultrastructure of acanthocephalan lemnisci. Proc. helminthol. Soc. Wash. 37, 52–56 (1970).
- Wright R., Lumsden R.: Ultrastructure of the tegumentary porecanal system of the Acanthocephalan *Moniliformis dubius*. J. Parasit. 55, 993–1003 (1968).

